

Besiedlung und Reproduktion bei hoher Bestandsdichte: Betrachtungen zur intraspezifischen Konkurrenz bei Wanderfalken (*Falco peregrinus*)

Frank Rau und Rudolf Lühl

Summary:

RAU, F., & R. LÜHL (2015): Distribution and reproduction under high-density conditions: Investigations on intraspecific competition in Peregrine Falcons (*Falco peregrinus*). – Naturschutz am südlichen Oberrhein 8: 109-117.

In two study areas in the southwestern Black Forest a total of 14 territories of Peregrine Falcons were monitored for more than 20 years by the Arbeitsgemeinschaft Wanderfalkenschutz (AGW). The comparative analysis of longtime distribution and reproduction rates consistently showed changes of the population dynamics starting from around 2005 followed by a decrease of the population density. While the population density stayed stable in the southern investigation area, the reproductive success of territorial pairs decreased substantially. In the second area of investigation a decrease of the population density was observed, but with a less pronounced decrease of the reproduction rate. Relevant changes in single biotic or abiotic factors or of the whole ecological system, as well as the presence of predators influencing the population could be excluded as causes for the changes. The observations support the assumption that regulatory effects due to intraspecific competition have increased and limit the populations after the end of the population growth and reaching the static phase of the logistic growth curve.

Since the all-time low of the Peregrine Falcon population in the 1970ies there has been almost no chance for studying the intraspecific population dynamics in natural Peregrine communities which are at their upper limit of capacity, because either populations were still increasing or population processes were impacted by interspecific competition. The southern Black Forest is currently suitable for such an analysis, because there is a stable and high-density population, the local population is integrated into a supra-regional population, and the main competitor, the Eagle Owl, is absent in the area.

Keywords: *Falco peregrinus*, Peregrine Falcon, population dynamics, population density, intraspecific competition, Black Forest.

Einleitung

In einem landschaftlich stark gegliederten, felsigen Untersuchungsgebiet im westlichen Südschwarzwald werden durch die Arbeitsgemeinschaft Wanderfalkenschutz (AGW) seit über 20 Jahren insgesamt elf verschiedene Wanderfalkenbrutstandorte überwacht. Trotz einer vermeintlich üppigen naturräumlichen Ausstattung zeigten sich aber insbesondere im Zeitraum 2008 bis 2014 bei jährlich hoher Besiedlungsdichte abnehmende und auffallend niedrige Reproduktionsdaten (Abbildungen 2 und 3, Tabelle 1). Erstmals seit der Wiederbesiedlung des Gebiets durch Wanderfalken nach dem Bestandstief der 1970er Jahre (RAU & LÜHL 2011) sank auch wieder die Anzahl der Revierpaare im Untersuchungsraum. Ist diese Veränderung in der Populationsdynamik, die entgegen dem regionalen oder überregionalen Trend verläuft, die Folge lokaler Veränderungen der Umweltfaktoren oder sind hier innerartliche Regulationsprozesse zu beobachten? Dieser Frage soll anhand der vergleichenden Betrachtung zweier benachbarter, ähnlich ausgestatteter Untersuchungsgebiete nachgegangen werden.

Intraspezifische oder innerartliche Konkurrenz ist der ökologische Wettbewerb um Lebensraum, Ressourcen und Fortpflanzungspartner innerhalb von Populationen (BEGON et al. 1997). Aufgrund der übereinstimmenden Ansprüche an die Umwelt steigt bei anwachsender Populationsdichte einer Art der Konkurrenzdruck: Die intraspezifische Konkurrenz wird durch zunehmende Limitierung der freien Ressourcen zu einem wesentlichen, die Bestandsdichte regulierenden Faktor. Beispiele solcher Regulationsmechanismen finden sich bei Steinadlern (HALLER 1996) oder Rabenkrähen (WITTENBERG 1968). Bei Wanderfalken scheint die Frage nach einer maximalen Siedlungsdichte beziehungsweise nach den bestandsregulierenden Faktoren nach wie vor unbeantwortet (RAU & LÜHL 2011). In den vergangenen Jahren stellte sich diese Frage zumindest in Baden-Württemberg nicht unmittelbar, da die Wanderfalkenpopulation nach ihrem Bestandstief in den 1970er Jahren kontinuierlich im Anstieg begriffen war. Mit dem Beginn des 21. Jahrhunderts setzte im Bereich des Südschwarzwalds eine Phase der Bestandskonsolidierung auf recht hohem Niveau ein. Erst mit einem Erreichen eines stationären Bestands

werden aber Rückschlüsse auf Regulation infolge intraspezifischer Konkurrenz und eine hypothetische Kapazitätsgrenze möglich.

Der Untersuchungsraum

Das im südwestlichen Schwarzwald gelegene Kerngebiet der Untersuchungen liegt im Bereich des südöstlichen Dreisamtals und umfasst alle Täler der südlichen und östlichen Dreisamzuflüsse (Abbildung 1). Der zweite Untersuchungsraum schließt unmittelbar im Norden an und deckt das Einzugsgebiet der Wilden Gutach vollständig ab. Beide Untersuchungsgebiete befinden sich nach der Gliederung Südwestdeutschlands (MEYNEN & SCHMITHÜSEN 1953 bis 1962) im Naturraum Hochschwarzwald und zeichnen sich durch eine ähnliche naturräumliche Grundausstattung aus. Das südlich gelegene Dreisameinzugsgebiet weist eine Höhenerstreckung zwischen 390 m und 1493 m NN auf, die nördlich gelegenen Täler der Wilden Gutach und ihrer Zuflüsse erstrecken sich zwischen 290 m und 1242 m NN. Die meteorologischen und klimatischen Parameter differieren höchstens aufgrund der Höhenlage, können aber weitgehend als übereinstimmend angenommen werden. Beide Gebiete sind durch eine hohe Anzahl natürlicher Felsstrukturen entlang der Talflanken geprägt, wobei insbesondere die südlichen Talbereiche des Dreisamtals eher dem glazialen Formenschatz zuzurechnen sind und mit großen, freistehenden Felsformationen und -wänden aufwarten. Demgegenüber treten die glazialen Formen im Rest des Untersuchungsraumes zurück und es dominieren, insbesondere im Teilraum Wilde Gutach, fluviale Erosionsformen des rhenanischen Reliefs mit einer Vielzahl kleinerer und niedrigerer, oftmals im Wald stehender Felsen. Alle Felsen sind geologisch dem Kristallinen Grundgebirge zuzuordnen.

Die Besiedlungsstruktur

Beide Untersuchungsräume wurden im Zuge des Bestandsanstiegs der Wanderfalkenpopulation im Südschwarzwald zunehmend besiedelt und waren bis Ende der 1980er weitgehend vollständig belegt. Während das erste

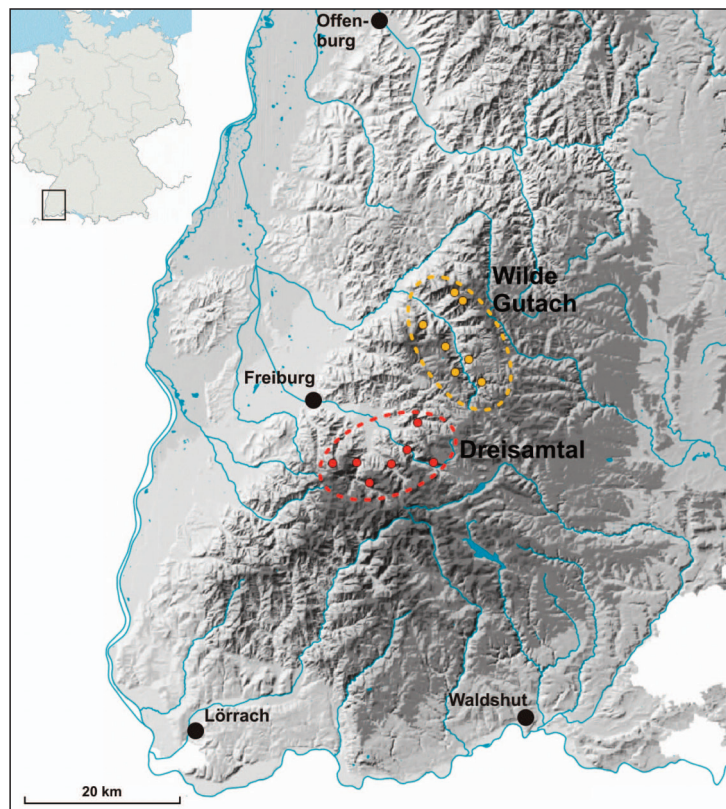


Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete im südlichen Schwarzwald.

Wanderfalkenpaar im Gebiet der Wilden Gutach erst 1980 nachgewiesen wurde, waren in den Tälern der Dreisamzuflüsse schon zu Beginn der 1970er Dekade zwei Standorte von Wanderfalken besetzt. Auch wenn 1974 kein Revierpaar, sondern lediglich ein Einzelvogel anwesend war, ist davon auszugehen, dass hier während des Bestandstiefs eines der letzten Verbreitungszentren der Art im Schwarzwald lag. Beide Gebiete zusammen stellen jährlich einen bedeutenden Anteil an der Wanderfalkenpopulation des Südschwarzwalds (RAU & LÜHL 2011).

Werden die eindeutigen Wechselhorste berücksichtigt, lassen sich in beiden Teilräumen je sieben individuelle Reviere identifizieren, die ab 1987 mit minimal sechs und maximal sieben (Dreisam) bzw. ab 1989 mit minimal fünf und maximal sechs Revierpaaren (Wilde Gutach) vollständig besiedelt waren. In beiden Teilräumen finden sich Standorte unterschiedlicher Attraktivität und Qualität, aber in beiden Gebieten findet sich ein Brutstandort höchster Kategorie (α -Horst), die durch frühe Besiedlung, kontinuierlichen Besatz und gleichmäßige Reproduktionsergebnisse charakterisiert ist. An jeweils drei Standorten wurden standortverbessernde Maßnahmen durchgeführt beziehungsweise künstliche Nisthilfen installiert.

Die mittleren Abstände zum jeweiligen nächstgelegenen Nachbarstandort betragen im Dreisamtal rund 3.2 km sowie 2.6 km (potentielles Maximum) beziehungsweise 3.5 km (beobachte-

tes Maximum) im Gebiet der Wilden Gutach. Vergleichende Aussagen über die Populationsdichte von Wanderfalken sind immer mit einer gewissen Vorsicht zu interpretieren, da der Standortfaktor Fels als Brutstandort in der lokalen Mittelgebirgslandschaft weder homogen noch isotrop verteilt ist. Die Standortverteilung in beiden Untersuchungsgebieten zeigt aber keinerlei Clusterung, sondern weist jeweils ein zufälliges bis tendenziell regelmäßiges Verteilungsmuster im Raum auf (Dispersionsindex = 1.68 (Dreisam) bzw. 1.50 (Wilde Gutach)). Im Dreisamtal errechnet sich somit nach RATCLIFFE (1993: 268) eine maximale Besiedlungsdichte von rund 4.63 Paaren/100 km², für den Bereich Wilde Gutach folgt eine maximale Dichte von 3.85 Paaren/100 km². Beide Untersuchungsgebiete sind damit, auch im vergleichsweise stark besiedelten Südschwarzwald, als sehr dicht besiedelt einzustufen (RAU & LÜHL 2011). Die Hinterländer zeigen dagegen übereinstimmend eine deutlich geringere Besiedelung durch Wanderfalken auf: In erweiterten Betrachtungsräumen mit 10 km Radius um die Schwerpunkte beider Gebiete finden sich jeweils nur drei dauerhaft besiedelte Reviere.

Auch hinsichtlich der orographischen Verteilung ähneln sich die beiden Teilräume: Im Dreisamgebiet liegen die Horststandorte in einem Höhenintervall zwischen 630 m und 1090 m NN, im Bereich der Wilden Gutach zwischen 750 und 1060 m NN. Bis auf einen Steinbruchstandort in einem Seitental der Dreisam handelt es sich bei allen Brutstätten um natürliche Felsformationen. Die Exposition der Horste richtet sich nach den Standortbedingungen und zeigt daher keine bevorzugte Ausrichtung.

Veränderungen der anthropogenen Beeinflussung können lokal nicht ausgeschlossen werden, sind aber insgesamt betrachtet eher gering einzuordnen. Es handelte sich zumeist um zeitlich befristete Störungen (insbesondere ein Standort ist durch Felssicherungsarbeiten 2013 und 2014 stark gestört worden) und nicht um dauerhafte Änderungen des Standortgefüges. Bezüglich ihrer naturräumlichen Grundausrüstung, der Besiedlungsgeschichte und der aktuellen Besiedlungsstruktur der Wanderfalkenpopulation sind die Untersuchungsräume einander sehr ähnlich und daher auch miteinander vergleichbar.

Populationsdynamik und Konkurrenz

Die Dynamik einer Population in Raum und Zeit wird durch die multifaktoriellen Wechselwirkungen innerhalb der Population selbst (intrinsische Faktoren) sowie mit der biotischen und abiotischen Umwelt (extrin-

sische Faktoren) bestimmt. Die Rahmenbedingungen jeglicher Populationsdynamik werden dabei durch dichteunabhängige (Witterung und Klima, unspezifische Fressfeinde, etc.) und dichteabhängige Faktoren (intraspezifische Konkurrenz, spezifische Fressfeinde, etc.) vorgegeben.

Als wesentliche interspezifische Konkurrenten sind im Schwarzwald potentiell Kolkrabe und Uhu zu nennen. Alle drei Arten konkurrieren um Horstplätze, der Uhu ist darüber hinaus als nächtlicher Beutegreifer ein unmittelbarer, unspezifischer Fressfeind des Wanderfalken. Anders jedoch als auf der östlichen Schwäbischen Alb oder der Vorbergzone des Schwarzwalds kann für die inneren Bereiche des südlichen Schwarzwalds eine flächendeckende Besiedelung durch Uhus weitgehend ausgeschlossen werden (RAU et al. 2014). In den Untersuchungsräumen wurden lediglich im Bereich der Dreisamzuflüsse in den Jahren 2011 und 2012 in zwei benachbarten Tälern solitäre Uhus erfasst, aber eine längerfristige Ansiedlung revierhaltender Uhus wurde bislang nicht dokumentiert (HARMS et al. 2015). Alle betrachteten Wanderfalkenhorste liegen über 6 km von den jeweilig nächstgelegenen, regelmäßig besiedelten Uhustandorten entfernt und somit am Rande oder außerhalb des Streifgebiets der Uhus (MEBS & SCHERZINGER 2008). Kolkraben sind mittlerweile im Südschwarzwald als Brutvögel wieder weit verbreitet. Vielerorts konkurrieren sie zu Beginn der Fortpflanzungsperiode mit Wanderfalken um die Brutplätze, brüten dann aber oftmals erfolgreich nebeneinander im gleichen Felsen. Zunehmend profitieren Wanderfalken von aufgelassenen Kolkrabenhörsten und können durch deren Sekundärnutzung auch suboptimale Brutfelsen erobern. Von diesen beiden Konkurrenzarten gingen auf die lokale Wanderfalkenpopulation im Untersuchungszeitraum keine bestandsregulierenden Effekte aus, ebenso übten die weiteren Beutegreifer keine nachweisliche Wirkung auf den Bestand aus. Krankheiten, Parasiten oder menschliche Verfolgung können darüber hinaus als Regulative vernachlässigt werden.

Nahrungskonkurrenz zu anderen Spezies besteht nicht in nennenswertem Umfang (ROCKENBAUCH 1998: 287), auch ist die allgemeine Verfügbarkeit von Beutevögeln in Mitteleuropa ebenfalls als begrenzender Faktor auszuschließen (RATCLIFFE 1993, ROCKENBAUCH 2002: 948). In Anbetracht einer mangelnden Spezialisierung auf einzelne Beutearten und dem aus Rupfungen bekannten, breiten Beutespektrum ist intra- und auch interspezifische Nahrungskonkurrenz, zumindest außerhalb von zumeist witterungsbedingten, zeitlich begrenzten Engpässen, kaum bestandslimitierend. Auch stellt eine potentielle Begrenzung des

Jagdreviers durch die Nachbarterritorien keine wirksame Beschränkung dar, da Wanderfalken revierübergreifend jagen (RATCLIFFE 1993) und gegebenenfalls heterogene Ressourcen durch differenzierte Einnischung nutzen (L'HÉRAULT et al. 2013).

Eine Bestandslimitierung bei Wanderfalken ist primär durch intraspezifische Konkurrenzphänomene zu erwarten. Während früher die alljährlich stattfindenden Rivalenkämpfe durch Nachbarpaare oder vagabundierende Einzelvögel („Brutreservevögel“) als wesentliches Bestandsregulativ betrachtet wurden (FISCHER 1973, ROCKENBAUCH 1998), scheinen jedoch diese Ereignisse als zu selten, um daraus auf eine wirksame Populationskontrolle schließen zu können. Vielmehr sind Revierkämpfe kein Zeichen einer außergewöhnlichen Konkurrenzsituation, sondern sie reflektieren eher die „Normalsituation“ eines intakten Bestands.

Generell schien die Verfügbarkeit von Felsen mit geeigneten Brutmöglichkeiten ein limitierender Parameter der Bestandsdichte zu sein (RATCLIFFE 1993, ROCKENBAUCH 1998, GAINZARAIN et al. 2000, GAINZARAIN et al. 2002, RAU & LÜHL 2011). Intraspezifische Konkurrenz dürfte konsequenterweise, und bei Abwesenheit anderer dichteabhängiger Faktoren, nur dort auftreten, wo dank der naturräumlichen Ausstattung ausreichend Nistplätze zur Verfügung stehen und sich somit eine ausreichend hohe Bestandsdichte ausbilden kann. ROCKENBAUCH (1998) fand in Baden-Württemberg keine Anhaltspunkte für einen Zusammenhang zwischen Siedlungsdichte und Reproduktionserfolg und hielt einen solchen auch für die Zukunft für wenig wahrscheinlich. Mittlerweile aber mehren sich die An-

zeichen, dass nach dem Ende des Bestandswachstums und dem Erreichen der stationären Phase der logistischen Wachstumskurve durchaus innerartliche Konkurrenzeffekte den Bestand begrenzen.

Besiedlung und Reproduktion

Die Auswertungen stützen sich auf die zentral archivierte Daten der AGW (1966 bis 2014), die durch eigene Aufzeichnungen aus dem Bereich des südlichen Schwarzwaldes ergänzt werden konnten (1971 bis 2014). Zur Beurteilung der Bestandssituation und als Maß einer intraspezifischen Konkurrenz wurden langjährige Daten der Revierbelegung und der Fortpflanzungsergebnisse der beiden Untersuchungsräume ausgewertet (Abbildungen 2 und 3). Da bei dieser Studie die Wanderfalkengemeinschaften eines Raumes im Zentrum stehen, wurden weder die Standortfaktoren der Einzelstandorte (GAINZARAIN et al. 2000, WIGHTMAN & FULLER 2006, VERDEJO & LÓPEZ-LÓPEZ 2008) noch die differenzierte Einnischung einer Wanderfalkenpopulation und deren Konsequenzen auf die Reproduktivität (L'HÉRAULT et al. 2013) untersucht, sondern die Kennwerte der beiden Untersuchungsräume jeweilig als Gesamtheit betrachtet.

Untersuchungsgebiet Dreisamtal 1987 bis 2014

Im Untersuchungsgebiet, in dem zwei Standorte über das Bestandstief der 1970er Jahre hinweg besetzt blieben, fand die erste Neuansiedlung erst 1983 statt, aber

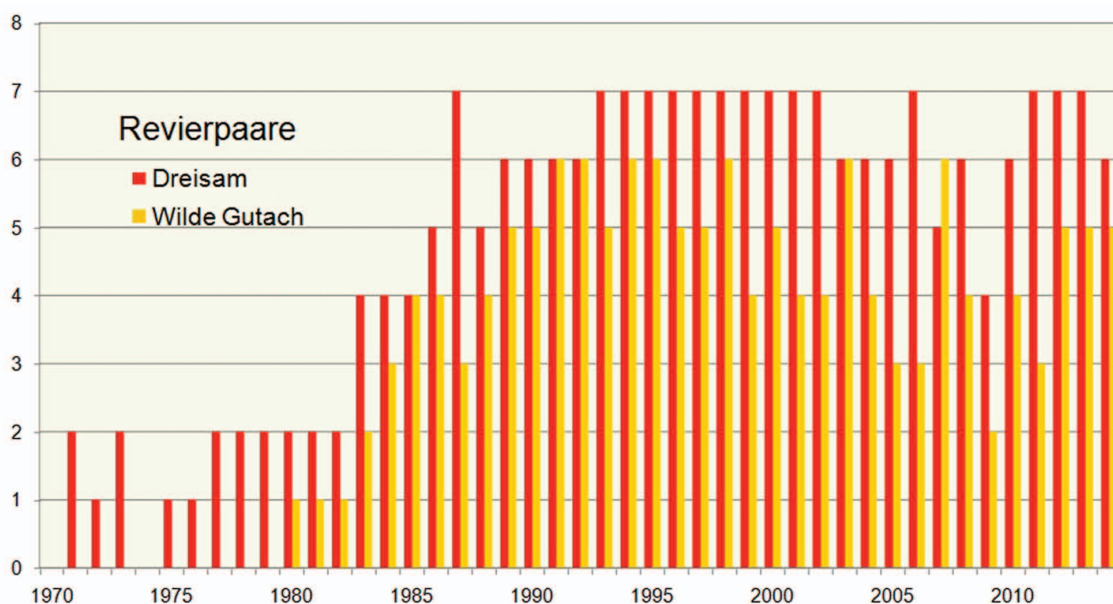


Abb. 2: Anzahl der Revierpaare 1971 – 2014.

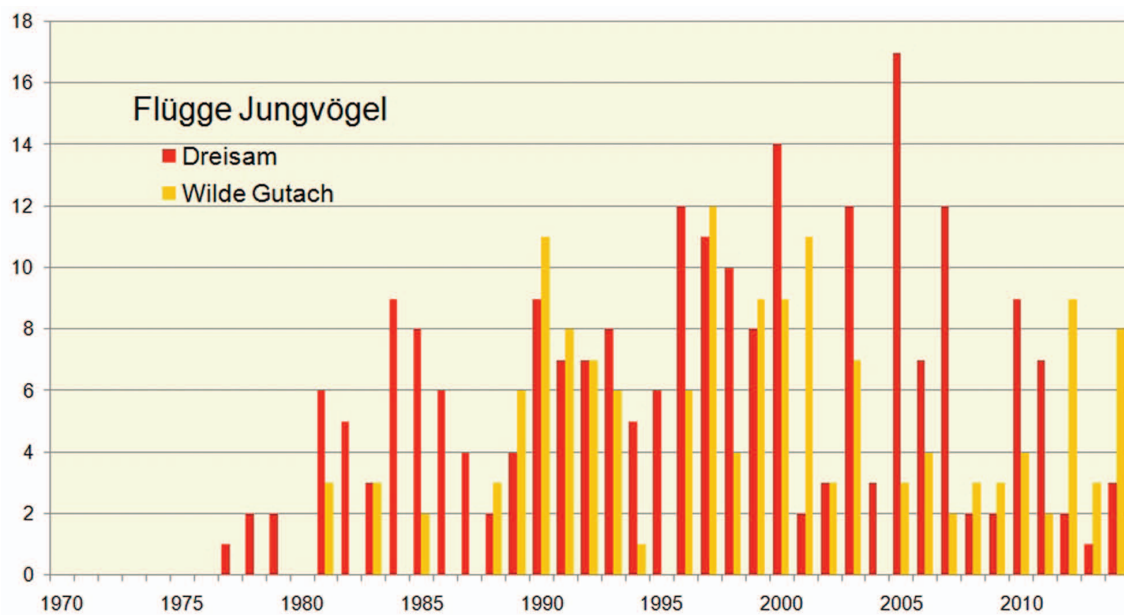


Abb. 3: Anzahl der ausgeflogenen Jungvögel 1971 - 2014.

bereits 1987 waren alle sieben Reviere erstmals synchron besiedelt. Die Besiedlungsdichte blieb über den gesamten Zeitraum 1987 bis 2014 mit 6.4 ± 0.8 Revierpaaren ($n = 28$) bei geringer Schwankungsbreite durchweg sehr hoch, wobei allein in 15 Jahren der maximale Besatz von sieben besetzten Revieren dokumentiert wurde. Unter Berücksichtigung revierhaltender Einzelvögel sank nur in zwei Jahren die Anzahl der belegten Reviere auf einen Wert von fünf ab (2007 und 2009). Trotz dieser jährlich hohen Besiedlungsdichte zeigten sich aber im Zeitraum 2008 bis 2014 auffallend niedrige Reproduktionskennwerte (Tabelle 1). Begonnen

2008 noch alle anwesenden Paare mit einer Brut, so sank in den Jahren 2010 bis 2013 der Anteil der Paare mit einer begonnenen Brut auf Werte von zum Teil deutlich unter 70% – einem Wert, der zuvor nur ein einziges Mal knapp unterschritten wurde (1991). Im Zeitraum 1987 bis 2007 begannen durchschnittlich 84.6% der anwesenden Revierpaare mit einer Brut ($n = 21$), in den darauf folgenden 7 Jahren nur noch 68.9%. An lediglich einem Standort wurde im Zeitraum 2008 bis 2014 keine Brut begonnen, an allen anderen wurde mindestens einmal eine Brut beobachtet und in vier Revieren wurde erfolgreich gebrütet.

Tab. 1: Brutbiologische Kenndaten im Untersuchungsgebiet Dreisamtal 2008 bis 2014 und Mittelwerte der Untersuchungszeiträume 1987 bis 2007 und 2008 bis 2014 mit Vergleichszahlen aus Baden-Württemberg. (RP: Revierpaare, Ev: Einzelvögel, Imm ♀: Immature Platzweibchen, Brut: Anzahl begonnener Bruten, Erf. Brut: Anzahl erfolgreicher Bruten, Fl. Juv.: Flüge Juvenile, J/RP: Flüge Juvenile pro Revierpaar, J/Brut: Juvenile pro begonnener Brut, J/erf. Br.: Juvenile pro erfolgreicher Brut, BW J/RP: Flüge Juvenile pro Revierpaar in Baden-Württemberg, BW J/erf. Br.: Juvenile pro erfolgreicher Brut in Baden-Württemberg)

Jahr	RP	Ev	Imm. ♀	Brut	Erf. Brut	Fl. Juv.	J/RP	J/Brut	J/erf. Br.	BW J/RP	BW J/erf. Br.
2008	6			6	1	2	0.33	0.33	2.00	1.44	2.45
2009	4	1		3	1	2	0.50	0.67	2.00	1.54	2.46
2010	6	1		4	3	9	1.50	2.25	3.00	1.60	2.67
2011	7		2	4	2	7	1.00	1.75	3.50	1.41	2.49
2012	7		1	3	1	2	0.29	0.67	2.00	1.63	2.70
2013	7		3	4	1	1	0.14	0.25	1.00	1.17	2.50
2014	6			5	2	3	0.50	0.60	1.50	1.32	2.45
1987-2007	6.5			5.5	3.2	7.8	1.21	1.42	2.36	1.49	2.47
2008-2014	6.1			4.1	1.6	3.7	0.61	0.93	2.14	1.44	2.53

Noch deutlicher zeigt sich der Abfall der Reproduktion bei den erfolgreich abgeschlossenen Bruten: Die Anzahl der erfolgreichen Bruten erreichte nur im besonders guten Jahr 2010 den Wert 3 entsprechend der Hälfte der anwesenden Paare, lag aber sonst zumeist bei lediglich einer. 1987 bis 2007 wurden durchschnittlich 3.2 erfolgreich brütende Paare im Gebiet verzeichnet, was einem Anteil von 59.3% der begonnenen Bruten oder 50.6% der anwesenden Revierpaare entspricht. Dieser Wert halbierte sich auf nur noch 1.6 erfolgreich brütende Paare im Intervall 2008 bis 2014 entsprechend 39.0% aller brütenden und 26.0% aller anwesenden Paare. Es zeichnet sich ferner eine 2008 einsetzende Entwicklung ab, bei der immer weniger erfolgreich brütende Paare auch immer weniger flügge Junge hervorbringen. Die Anzahl der ausgeflogenen Jungvögel pro Jahr sank von 7.8 ± 4.1 (1987 bis 2007) auf nur noch 3.7 ± 2.8 mit einem absoluten Gebietsminimum von nur noch einem flüggen Jungen im Jahr 2013. Besonders auffällig ist, dass selbst in dem landesweit hervorragenden Jahr 2012 (LÜHL & BECHT 2012) nur zwei Junge bei einer erfolgreichen Brut ausflogen. Damit halbierte sich die Anzahl der flüggen Jungen pro Revierpaar und Jahr von 1.21 auf nur noch 0.61 und fiel unter das zur Bestandserhaltung erforderliche Minimalkriterium von rund 0.7 flüggen Jungen pro Paar und Jahr (KURDZEL 2005). Alle Kennwerte der Reproduktivität sanken deutlich ab und

lagen zumeist weit unter dem Landesdurchschnitt, lediglich 2010 und 2011 wurde dieser von den Reproduktivitäten der erfolgreichen Revierpaare übertroffen.

Untersuchungsgebiet Wilde Gutach 1989 bis 2014

Die Besiedelung des Einzugsgebiets der Wilden Gutach setzte mit einem Wanderfalkenpaar im Jahr 1980 ein und erreichte mit fünf Revierpaaren 1989 einen annähernd vollständigen Besatz. Eine maximale Besiedelung mit sechs zeitgleich horstenden Paaren wurde 1991 erstmals verzeichnet. Über den Zeitraum 1989 bis 2014 hinweg wurde eine mittlere Dichte von 4.7 ± 1.1 Revierpaaren pro Jahr ($n = 26$) ermittelt, wobei in insgesamt sieben Jahren die maximale Anzahl von sechs Paaren im Gebiet anwesend war. Es folgen neun Jahre mit fünf Paaren, sechs mit vier und vier Jahre mit maximal drei von Revierpaaren besetzten Standorten. Anders als im Dreisamtal zeigte sich hier bereits ab 2004 eine Veränderung auch bei der Besiedlungsdichte: Lag im Zeitraum 1989 bis 2003 die Revierpaaranzahl bei durchschnittlich 5.2 ± 0.7 Paaren pro Jahr ($n = 15$), so sank dieser Wert zwischen 2004 und 2014 auf nur noch 4.0 ± 1.1 Paare pro Jahr ($n = 11$). Alle Jahre mit drei und weniger Revierpaaren fallen in diesen Zeitraum, und in drei Jahren waren Reviere durch Einzelvögel besetzt (1989 bis 2003: 1; Tabelle 2).

Tab. 2: Brutbiologische Kenndaten im Untersuchungsgebiet Wilde Gutach 2004 bis 2014 und Mittelwerte der Untersuchungszeiträume 1989 bis 2003 und 2004 bis 2014 mit Vergleichszahlen aus Baden-Württemberg. (RP: Revierpaare, Ev: Einzelvögel, Imm ♀: Immature Platzweibchen, Brut: Anzahl begonnener Bruten, Erf. Brut: Anzahl erfolgreicher Bruten, Fl. Juv: Flüge Juvenile, J/RP: Flüge Juvenile pro Revierpaar, J/Brut: Juvenile pro begonnener Brut, J/erf. Br.: Juvenile pro erfolgreicher Brut, BW J/RP: Flüge Juvenile pro Revierpaar in Baden-Württemberg, BW J/erf. Br.: Juvenile pro erfolgreicher Brut in Baden-Württemberg)

Jahr	RP	Ev	Imm. ♀	Brut	Erf. Brut	Fl. Juv.	J/RP	J/Brut	J/erf. Br.	BW J/RP	BW J/erf. Br.
2004	4			4	0	0	0	0		1.44	2.54
2005	3			1	1	3	1.00	3.00	3.00	1.46	2.48
2006	3	1		2	2	4	1.33	2.00	2.00	1.17	2.31
2007	6			4	1	2	0.33	0.50	2.00	1.51	2.53
2008	4			2	1	3	0.75	1.50	3.00	1.44	2.45
2009	2			2	1	3	1.50	1.50	3.00	1.54	2.46
2010	4			3	2	4	1.00	1.33	2.00	1.60	2.67
2011	3	1		3	2	2	0.67	0.67	1.00	1.41	2.49
2012	5	1		5	4	9	1.80	1.80	2.25	1.63	2.70
2013	5			4	2	3	0.60	0.75	1.50	1.17	2.50
2014	5			4	4	8	1.60	2.00	2.00	1.32	2.45
1989-2003	5.2			4.2	2.6	6.7	1.35	1.56	2.52	1.53	2.51
2004-2014	4.0			3.1	1.8	3.7	0.96	1.37	2.18	1.43	2.50

Hinsichtlich des Anteils der Paare, die pro Saison mit einer Brut begannen, zeigten sich in den Daten mit 81.3% und 77.4% (2004 bis 2014) keine auffälligen Unterschiede, jedoch sanken in der Konsequenz der abfallenden Besiedlungszahlen im Gebiet die absoluten Werte von 4.2 (1989 bis 2003) auf 3.1 (2004 bis 2014) begonnene Bruten pro Jahr. Dies manifestierte sich auch in den Fortpflanzungsergebnissen. Durchschnittlich verließen im Zeitraum 1989 bis 2003 6.7 ± 3.4 flügge Jungfalken pro Jahr den Horst, in den sich anschließenden Jahren 2004 bis 2014 nur noch 3.7 ± 2.5 . Dies ist aber in diesem Fall primär ein Effekt der reduzierten Besiedlungsdichte, denn der Anteil der erfolgreich abgeschlossenen an den begonnenen Bruten veränderte sich ebenso geringfügig (1989 bis 2003: 59.8%; 2004 bis 2014: 62.6%) wie jener der anwesenden Revierpaare (1989 bis 2003: 51.8%; 2004 bis 2014: 46.2%). Sekundär machte sich der Abfall der Jungenanzahl pro erfolgreicher Brut bemerkbar: Sie sank von 2.52 Jungvögeln pro Paar und Jahr (1989 bis 2003) auf 2.18 (2004 bis 2014). Die Reproduktivität der Revierpaare fiel von 1.35 flüggen Jungen pro Paar und Jahr (1989 bis 2003) auf 0.96 im Folgezeitraum 2004 bis 2014, verblieb aber oberhalb des zur Bestandssicherung notwendigen Werts von rund 0.7 flüggen Jungen pro Paar und Jahr (KURDZEL 2005).

Es ist bei der Interpretation der Daten einschränkend zu berücksichtigen, dass im Untersuchungsgebiet Wilde Gutach die Fortpflanzungsperiode im „Normaljahr“ 2004 ohne erfolgreich abgeschlossene Brut beendet wurde und im Ausnahmejahr 2012 mit neun ausgeflogenen Jungfalken außerordentlich erfolgreich und für den Zeitraum 2004 bis 2014 überdurchschnittlich verlief.

Diskussion

Aus der Gegenüberstellung der Besiedlungsdaten zweier Wanderfalkengemeinschaften im Südschwarzwald folgt, dass sich in beiden offensichtlich aufgrund inhärenter Prozesse der Selbstregulation die Bestände ab den späten 1980er Jahren über lange Zeit hinweg auf einem annähernd konstanten Niveau gehalten haben, obwohl in beiden Gebieten die naturräumliche Ausstattung durchaus eine weitere Verdichtung der lokalen Population ermöglicht hätte. In beiden Gebieten scheint sich ein dynamisches Gleichgewicht in Form einer Kapazitätsgrenze eingependelt zu haben. Ab der Mitte der 2000er Dekade lassen sich in beiden Teilräumen populationsdynamische Prozesse erkennen, in deren Folge sich insbesondere die Reproduktionswerte verändern: Während im Dreisamtal die Besied-

lungsdichte weitgehend stabil bleibt, sinkt die Reproduktivität der einzelnen Revierpaare deutlich ab. Demgegenüber zeigen sich im Bereich Wilde Gutach ein zumindest zeitweiliger Rückgang der Besiedlungsdichte und ein weniger starkes Absinken der Reproduktivität. In beiden Gebieten zeigen weder die Besiedlungs- noch die Fortpflanzungsdaten einen mit der landesweiten Populationsdynamik übereinstimmenden Verlauf.

Obwohl es keine beobachteten, unmittelbaren Anzeichen für eine gestiegene Konkurrenzsituation in den vergangenen Jahren gibt (Häufung von Rivalenkämpfen, Dritt- oder sogenannten „Störfalken“, verstärkte Nistplatzkonkurrenz, etc.), so ergibt sich dennoch aus den geschilderten Betrachtungen die These, dass für die Wanderfalken, nach Ausschluss einer allgemeinen Verschlechterung der Brutplätze, einer Änderung der ökologischen Gesamtkonfiguration oder der Anwesenheit interspezifischer Konkurrenten, die regulatorischen Effekte infolge der intraspezifischen Konkurrenz angestiegen sind. Auch wenn die genauen Mechanismen unbekannt bleiben, so lassen sich zumindest teilweise die wesentlichen Merkmale einer intraspezifischen Konkurrenzsituation erkennen (nach BEGON et al. 1997): 1. Konkurrenz führt zu einem verringerten Beitrag der Individuen zur nachfolgenden Generation (letztendlicher oder ultimativer Effekt). 2. Die Ressource, um die die Individuen konkurrieren, ist limitiert. 3. Alle konkurrierenden Individuen einer Population üben eine gleichwertige Wirkung auf ihre Nachbarn aus (Reziprozität). 4. Die Wahrscheinlichkeit einer nachteiligen Beeinflussung eines Individuums steigt mit der Anzahl der Konkurrenten (Dichteabhängigkeit).

Dichteabhängige Effekte können auch mit einer gewissen Verzögerung und mit einer differenzierten Wirksamkeit einsetzen. Dies gilt besonders, wenn es sich um die Überlagerung mehrerer solcher Effekte handelt. Der zeitliche Versatz zwischen dem Erreichen eines stabilen Bestands im Südschwarzwald nach der Wiederbesiedlung Ende der 1990 Jahre (RAU & LÜHL 2011) und dem Einsetzen der beobachteten Regulationsprozesse erscheint durchaus plausibel, wenn man die Rückkopplung der lokalen Gemeinschaften mit der umliegenden Gesamtpopulation berücksichtigt. Ehemals höhere Abwanderungsraten in benachbarte, bislang ungesättigte Regionen bieten einen Erklärungsansatz, der sich unter Umständen durch die Auswertung von Beringungsdaten verifizieren ließe. Darüber hinaus belegen die zunehmenden Bruten in Kolkrabenhorsten, auf Gebäuden und vermehrt auch auf Strommasten eine Flexibilität und Anpassungsfähigkeit der Art, die die landesweit zunehmenden Habitatwechsel erklären und somit auch eine potentielle

Ursache für nach außen gerichtete Abwanderungen darstellen. Zunehmender Nahrungsmangel wurde bislang für mitteleuropäische Binnenlandpopulationen weitgehend ausgeschlossen, könnte aber unter Berücksichtigung der neuesten Erkenntnisse über den dramatischen Rückgang häufiger Vögel in Europa (INGER et al. 2015) durchaus ebenfalls in den Fokus der Erklärungsansätze rücken.

Ein weiteres Indiz für ein gestörtes innerartliches Faktorenggefüge könnte die überproportionale Häufung von Paaren mit immaturren Weibchen 2011 bis 2013 im Untersuchungsgebiet Dreisamtal sein (Tabelle 1). Es ist heute gesicherter Kenntnisstand, dass einjährige Wanderfalken-Weibchen schon fortpflanzungsfähig sein können und speziell in ausgedünnten Populationen ihre Chancen zur Brut erhalten und auch wahrnehmen, allerdings sollte ihr Anteil in gesättigten und stabilen Populationen eher gering sein (WEGNER & THOMAS 2012). Interessant dabei könnte ein Vergleich mit der Situation der Habichte vor 1970 sein, als viele weibliche Brutvögel im Horst geschossen wurden und

die vakanten Positionen durch immature Tiere ersetzt wurden. Die Beobachtungsdaten belegen jedoch keinen allgemein verbreiteten Weibchenmangel bei den Wanderfalken und eine selektive Verfolgung der brütenden Weibchen durch nächtens jagende Uhus wird zumindest für beide Untersuchungsgebiete während des Betrachtungszeitraums ausgeschlossen.

Seit dem Tiefstand des Wanderfalkenbestands vor 40 Jahren gab es nicht viele Möglichkeiten, die intraspezifische Populationsdynamik natürlicher Wanderfalkengemeinschaften im Bereich ihrer Kapazitätsgrenze zu untersuchen, da entweder die Bestände noch am Anwachsen waren oder aber die Populationsprozesse durch die Präsenz interspezifischer Konkurrenten verkompliziert waren (MARTÍNEZ et al. 2008). Der südliche Schwarzwald scheint momentan die Gelegenheit dazu zu bieten. Einfache Antworten werden dabei nicht zu finden sein, aber die Dynamik bleibt spannend und stellt eine Herausforderung für die Zukunft dar.

Zusammenfassung:

In zwei dicht besiedelten Untersuchungsgebieten im westlichen Südschwarzwald werden durch die Arbeitsgemeinschaft Wanderfalkenschutz (AGW) seit über 20 Jahren insgesamt 14 verschiedene Wanderfalkenreviere überwacht. Die vergleichende Auswertung der langjährigen Besiedlungs- und Reproduktionsdaten zeigte übereinstimmend ab Mitte der 2000er Jahre Änderungen der Populationsdynamik, in deren Folge die Fortpflanzungswerte deutlich absanken: Während im südlichen Untersuchungsraum die Besiedlungsdichte weitgehend stabil blieb, sank die Reproduktivität der Revierpaare deutlich ab. Demgegenüber zeigte sich im zweiten Gebiet ein Rückgang der Besiedlungsdichte, aber ein weniger starkes Absinken der Reproduktionsraten. Wesentliche Veränderungen einzelner biotischer und abiotischer Faktoren oder der ökologischen Gesamtkonfiguration können im Betrachtungszeitraum dabei ebenso wie die Anwesenheit von bestandswirksamen Prädatoren ausgeschlossen werden. Die Beobachtungen stützen die These, dass nach dem Ende des Bestandswachstums und dem Erreichen der stationären Phase der logistischen Wachstumskurve mittlerweile die regulatorischen Effekte infolge der intraspezifischen Konkurrenz angestiegen sind und die Bestände limitieren.

Seit dem Tiefstand des Wanderfalkenbestands in den 1970er Jahren gab es kaum Möglichkeiten, die intraspezifische Populationsdynamik natürlicher Wanderfalkengemeinschaften im Bereich ihrer Kapazitätsgrenze zu untersuchen, da entweder die Bestände noch im Wachstum begriffen waren oder aber die Populationsprozesse durch interspezifische Konkurrenz überprägt waren. Der südliche Schwarzwald bietet derzeit aufgrund seiner stabilen und hohen Besiedlungsdichte, der Integration in eine überregionale Population sowie der Abwesenheit von Uhus als wesentlichen Konkurrenten die Gelegenheit dazu.

Literatur

- BEGON, M. E., M. MORTIMER & D. J. THOMPSON (1997): Populationsökologie. – Heidelberg (Spektrum Akademischer Verlag).
- FISCHER, W. (1973): Der Wanderfalk *Falco peregrinus* und *Falco pelegrinoides*. – Neue Brehm-Bücherei. – Wittenberg-Lutherstadt (A. Ziemsen-Verlag).

- GAINZARAIN, J. A., R. ARAMBARRI & A. F. RODRÍGUEZ (2000): Breeding density, habitat selection and reproductive rates of the Peregrine Falcon *Falco peregrinus* in Álava (northern Spain). – *Bird Study*, 47 (2): 225-231. DOI: 10.1080/00063650009461177.
- GAINZARAIN, J. A., R. ARAMBARRI & A. F. RODRÍGUEZ (2002): Population size and factors affecting the density of the peregrine falcon *Falco peregrinus* in Spain. – *Ardeola* 49(1): 67-74.
- HALLER, H. (1996): Der Steinadler in Graubünden. – *Der Ornithologische Beobachter*, Beiheft 9.
- HARMS, Ch., F. RAU & R. LÜHL (2015): Der Uhu (*Bubo bubo*) am Südlichen Oberrhein – Bestand und Gefährdung. – *Naturschutz am südlichen Oberrhein* 8: 25-40.
- INGER, R., R. GREGORY, J. P. DUFFY, I. STOTT, P. VOŘÍŠEK & K. J. GASTON (2015): Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. – *Ecology Letters* 18: 28–36. DOI: 10.1111/ele.12387.
- KURDZEL, T. (2005): Wann wächst der Bestand des Wanderfalcken? Wann trägt er sich selbst? – *Jahresbericht 2005 Arbeitsgemeinschaft Wanderfalkenschutz Nordrhein-Westfalen*: 11-15.
- L'HÉRAULT, V., A. FRANKE, N. LECOMTE, A. ALOGUT & J. BÉTY (2013): Landscape heterogeneity drives intrapopulation niche variation and reproduction in an arctic top predator. – *Ecology and Evolution* 3 (9): 2867–2879. DOI: 10.1002/ece3.675.
- MARTÍNEZ, J. E., J. A. MARTÍNEZ, I. ZUBEROGOITIA, J. ZABALA, S. M. REDPATH & J. F. CALVO (2008): The effect of intra- and interspecific interactions on the large-scale distribution of cliff-nesting raptors. – *Ornis Fennica* 85 (1): 13–21.
- MEBS, T., & W. SCHERZINGER (2008): *Die Eulen Europas. Biologie – Kennzeichen – Bestände*. – Stuttgart (Kosmos).
- MEYNEN, E., & J. SCHMITHÜSEN (Hrsg., 1953-1962): *Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands*. – Bad Godesberg (Selbstverlag der Bundesanstalt für Landeskunde).
- LÜHL, R., & J. BECHT (2012): *Verbreitung und Bruterfolg 2012*. – *Jahresbericht 2012 Arbeitsgemeinschaft Wanderfalkenschutz Baden-Württemberg*: 3-4.
- RATCLIFFE, D. A. (1993): *The Peregrine Falcon (second edition)*. – London (Poyser).
- RAU, F., R. LÜHL & J. BECHT (2014): *Wanderfalcken und Uhus – Verbreitung und Bruterfolg 2014*. – *Jahresbericht 2014 Arbeitsgemeinschaft Wanderfalkenschutz Baden-Württemberg*: 3-6.
- RAU, F., & R. LÜHL (2011): Die Wiederbesiedlung des Schwarzwalds und des angrenzenden Oberrhein-Tieflands durch den Wanderfalcken (*Falco peregrinus*) – I. Bestandsentwicklung und Besiedlungsstruktur. – *Naturschutz am südlichen Oberrhein* 6: 7-30.
- ROCKENBAUCH, D. (1998): *Der Wanderfalcke in Deutschland und umliegenden Gebieten. Band 1: Verbreitung, Bestand, Gefährdung und Schutz*. – Ludwigsburg (Verlag C. Hölzinger).
- ROCKENBAUCH, D. (2002): *Der Wanderfalcke in Deutschland und umliegenden Gebieten. Band 2: Jahresablauf und Brutbiologie, Beringungsergebnisse, Jagdverhalten und Ernährung, Verschiedenes*. – Ludwigsburg (Verlag C. Hölzinger).
- VERDEJO, J., & P. LÓPEZ-LÓPEZ (2008): Long-term monitoring of a peregrine falcon population: size, breeding performance and nest-site characteristics. – *Ardeola* 55 (1): 67-74.
- WEGNER, P., & T. THOMAS (2012): *Über den Dritten am Horst*. – *Jahresbericht 2012 Arbeitsgemeinschaft Wanderfalkenschutz Nordrhein-Westfalen*: 17-18.
- WIGHTMAN, C. S., & M. R. FULLER (2006): Influence of habitat heterogeneity on distribution, occupancy patterns, and productivity of breeding peregrine falcons in central west Greenland. – *The Condor* 108 (2): 270-281.
- WITTENBERG, J. (1968): *Freilanduntersuchungen zu Brutbiologie und Verhalten der Rabenkrähe (Corvus corone corone)*. – *Zoologisches Jahrbuch. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 95: 16-146.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Frank Rau, Lehener Straße 33, D-79106 Freiburg, RauFrank@web.de

Dr. Rudolf Lühl, Richard-Wagner-Str.29, D-79104 Freiburg, agw@luehl.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Naturschutz am südlichen Oberrhein](#)

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Rau Frank, Lühl Rudolf

Artikel/Article: [Besiedlung und Reproduktion bei hoher Bestandsdichte: Betrachtungen zur intraspezifischen Konkurrenz bei Wanderfalken \(*Falco peregrinus*\) 109-117](#)